



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS



EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN Y AISLAMIENTO DE LA
ALFALFA SOBRE LA ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE
COCCINÉLIDOS Y SUS PRESAS, LOS ÁFIDOS.

ASTRID MARGARITA PEREZ ZUÑIGA

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico
Veterinario. Departamento de
Ciencias Biológicas Animales.

PROFESORA GUIA: AUDREY GREZ VILLARROEL

SANTIAGO, CHILE

2005



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS



EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN Y AISLAMIENTO DE LA ALFALFA SOBRE LA ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE COCCINÉLIDOS Y SUS PRESAS, LOS ÁFIDOS.

ASTRID MARGARITA PEREZ ZUÑIGA

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico
Veterinario.
Departamento de Ciencias
Biológicas Animales.

NOTA FINAL:

	NOTA	FIRMA
PROFESOR GUIA : AUDREY GREZ V
PROFESOR CONSEJERO: PEDRO CATTAN
PROFESOR CONSEJERO: RAMIRO BUSTAMANTE

SANTIAGO, CHILE

2005

INDICE

INTRODUCCION	1
REVISION BIBLIOGRAFICA	3
HIPOTESIS.....	12
OBJETIVOS	12
MATERIALES Y METODOS	13
RESULTADOS	18
DISCUSION	32
CONCLUSIONES	38
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	39

RESUMEN

La fragmentación *per se* es la subdivisión de un hábitat continuo en fragmentos más pequeños y aislados entre sí. La teoría predice que las abundancias poblacionales deberían disminuir a medida que aumenta la fragmentación y el aislamiento. Sin embargo, la fragmentación siempre va asociada a pérdida de hábitat, por lo que los efectos independientes de cada una de estas variables son usualmente confundidos. En este trabajo se evaluó, a través de un experimento manipulativo de campo, el efecto de la fragmentación *per se* y del aislamiento entre fragmentos sobre la distribución y abundancia poblacional de coccinélidos (adultos y larvas) y sus presas, los áfidos. Para ello, se generaron 15 paisajes continuos de alfalfa (*Medicago sativa*) de 30 x 30 m. Doce de ellos fueron posteriormente fragmentados en 4 ó 16 fragmentos, los que quedaron aislados por 2 ó 6 m y rodeados por una matriz de suelo desnudo. En todos estos paisajes la pérdida de hábitat fue constante (84%). Además, se incluyeron paisajes no fragmentados actuando como control. Se evaluaron los cambios inmediatos, a corto y a largo plazo, en la distribución y abundancia de los insectos colectados mediante redes entomológicas. Previo a la fragmentación, los insectos se distribuyeron homogéneamente en los paisajes pero posterior a ella se concentraron en los fragmentos remanentes. No se observó en ninguna de las especies un efecto empaquetamiento. A corto plazo, sólo los adultos de *Hippodamia variegata* e *Hippodamia convergens* fueron más abundantes en los paisajes con 16 fragmentos separados por 2 m, pero este efecto desapareció posteriormente. A largo plazo sólo las larvas de *H. variegata* y *H. convergens* fueron significativamente más abundantes en los paisajes con 16 fragmentos separados por 6 m. Contrario a lo esperado, la fragmentación tuvo un efecto positivo, aunque transiente, sobre algunas especies de coccinélidos. Se proponen algunos mecanismos para explicar estos patrones.

Palabras claves: fragmentación, pérdida de hábitat, coccinélidos, áfidos, alfalfa, experimento manipulativo

SUMMARY

Habitat fragmentation *per se* is the subdivision of a continuous habitat into small and isolated fragments. The theory predicts smaller populations in more fragmented landscapes with more isolated fragments. But, fragmentation usually occurs along with habitat loss, so the independent effects of each one of these variables are generally confused in the literature. In this study, through a manipulative field experiment, we evaluated the effects of habitat fragmentation *per se* and isolation between fragments on the distribution and population abundance of coccinellids (adults and larvae) and their prey, the aphids. Fifteen continuous 30 x 30 m landscapes of alfalfa (*Medicago sativa*) were created. Twelve of them were then fragmented in 4 or 16 fragments isolated by 2 or 6 m. The matrix surrounding the fragments was composed by bare ground. All fragmented landscapes had a constant amount of habitat loss (84%). Unfragmented Control landscapes were also included. We evaluated the immediate, short-term and long-term changes in the distribution and abundance of the insects collected with sweepnets. Before habitat fragmentation, insects were homogeneously distributed within each landscape, but after fragmentation they concentrated within remnant fragments. None species showed a packing effect. In the short-term period, only adult's *Hippodamia variegata* and *Hippodamia convergens* were more abundant in those landscapes with 16 fragments separated by 2 m, but this effect disappeared later. In the long-term period, only the larvae of *H. variegata* and *H. convergens* were significantly more abundant in those landscapes with 16 fragments separated by 6 m. Contrary to our expectations, habitat fragmentation had a positive, though transient effect on some coccinellid abundance. Some mechanisms are advanced as possible explanations for these patterns.

Key words: fragmentation, habitat loss, coccinellids, aphids, alfalfa, manipulative experiments

INTRODUCCIÓN

La fragmentación del hábitat es la progresiva subdivisión de un hábitat continuo en fragmentos más pequeños y aislados, los cuales quedan separados por un hábitat de composición o estructura diferente denominado matriz. La fragmentación puede deberse a procesos naturales, pero hoy en día es principalmente causada por la actividad humana (Fahrig y Grez, 1996).

La fragmentación del hábitat puede afectar la distribución y abundancia de los organismos en el espacio, sobre todos de aquéllos que son especialistas de hábitat. Así, organismos que en un ambiente continuo presentan una distribución homogénea, luego de la fragmentación pueden pasar a tener una distribución heterogénea al quedar restringidos a los remanentes de hábitat. Esto puede tener consecuencias para su sobrevivencia (Fahrig y Grez, 1996).

En un sentido estricto, la fragmentación del hábitat implica, solamente, la ruptura en pequeñas unidades discretas de lo que, originalmente, era un hábitat continuo. Sin embargo, la fragmentación, usualmente, lleva acompañada una pérdida de hábitat. Ambas variables pueden tener efectos independientes sobre la sobrevivencia de los organismos. A pesar de ello, muchos de los estudios las han confundido lo que impide esclarecer si las consecuencias observadas derivan de la pérdida de hábitat, de la fragmentación o de ambas (Fahrig, 1997; Caley *et al.*, 2001). Por ello, últimamente, se ha sugerido la necesidad de controlar experimentalmente ambas variables (McGarigal y Cushman, 2002).

El grado de fragmentación de un paisaje influye sobre los procesos ecológicos que ocurren en él debido a que una fragmentación más intensa dejará remanentes más pequeños, con mayor proporción de hábitat en los bordes, lo que resulta en la incorporación al interior del fragmento de organismos y factores climáticos distintos. Además, la fragmentación cambia la oferta de los recursos. Así, fragmentos de gran tamaño contienen una mayor variedad y cantidad de recursos que fragmentos más pequeños (Collinge, 1996; Fahrig, 1997). Por esta razón, fragmentos de menor tamaño serán capaces de contener poblaciones poco abundantes, las cuales son más susceptibles a efectos aleatorios demográficos, genéticos o ambientales que aumentan su probabilidad de

extinción (Fahrig y Grez, 1996). Sin embargo, si estos fragmentos pequeños son cercanos o si la matriz entre fragmentos es permeable para los organismos que habitan el paisaje, el intercambio de individuos entre los fragmentos aumenta, lo que facilita la recolonización de poblaciones numéricamente deprimidas y, por lo tanto, disminuye su probabilidad de extinción. Por ello, la configuración espacial de un paisaje fragmentado es determinante en el destino de las poblaciones (Fahrig y Merriam, 1985; Fahrig y Grez, 1996).

Los insectos son susceptibles a la fragmentación del hábitat, cambiando su distribución, diversidad o abundancia en función de la configuración espacial final de los paisajes (Didham, 1997; Collinge y Forman, 1998; Gilbert *et al.*, 1998). Entre ellos, los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) responden a la fragmentación del hábitat incluso a pequeña escala espacial (Kareiva, 1987; Grez, 1997; Grez y Prado, 2000). Los coccinélidos son insectos depredadores que consumen principalmente áfidos (Hemiptera: Aphididae), encontrándose en una gran variedad de hábitats donde sus recursos estén disponibles.

En esta memoria de título se evaluó experimentalmente el efecto de la fragmentación y aislamiento de la vegetación sobre la abundancia y distribución de coccinélidos y de sus presas, los áfidos, asociados a alfalfa (*Medicago sativa* L.).

REVISION BIBLIOGRÁFICA

La fragmentación es la progresiva subdivisión de un hábitat continuo en fragmentos más pequeños y aislados, que quedan inmersos en un hábitat diferente al original, en estructura y calidad, denominado matriz. La fragmentación afectará la estructura del paisaje pudiendo alterar la composición y sobrevivencia de las poblaciones (Fahrig y Grez, 1996). Este proceso históricamente no es nuevo por ser el resultado de eventos naturales tales como huracanes, incendios o inundaciones. Sin embargo, en el último tiempo el crecimiento y actividades de la población humana ha cambiado la estructura de los paisajes dramáticamente, convirtiendo a la fragmentación de los hábitats y su destrucción en las causas primarias del aumento de la extinción de especies y de otros problemas de conservación (Harrison y Fahrig, 1995; Collinge, 1996; Debinski y Holt, 2000; Caley *et al.*, 2001; Davies *et al.*, 2001; With *et al.*, 2002).

La fragmentación puede afectar la abundancia y distribución de las poblaciones. El hábitat provee de diversos recursos (e.g., alimento, refugios, parejas), los que están disponibles para todos los organismos, aunque no sea de manera homogénea (Fahrig y Paloheimo, 1988). La fragmentación lleva a que los recursos se distribuyan más heterogéneamente, quedando fragmentos más o menos ricos en recursos, generando un paisaje diferente al original. La estructura y abundancia de las poblaciones están directamente relacionadas con la disponibilidad de recursos. Así, ciertos fragmentos no constituirán un hábitat propicio en cuanto a recursos, por lo que los individuos deberán migrar o bien, de no hacerlo, podrán morir. En cambio, otros fragmentos serán más atractivos por poseer más recursos, viendo incrementada a lo largo del tiempo la abundancia de las poblaciones que los habitan (Kareiva, 1987; Fahrig y Paloheimo, 1988; Harrison y Fahrig, 1995; Didham, 1997; Caley *et al.*, 2001).

A igual área inicial e igual pérdida de hábitat, un ambiente más fragmentado (i.e., mayor número de fragmentos) resultará en fragmentos más pequeños que un ambiente menos fragmentado. El tamaño de los fragmentos remanentes es de suma importancia en la sobrevivencia de las poblaciones (Harrison y Fahrig, 1995). En primer lugar, fragmentos más pequeños poseen una relación perímetro/área mayor, lo que por un lado aumenta la probabilidad de emigración de los organismos que los habitan, como es observado en

coccinélidos, y por otro aumenta la probabilidad de inmigración de organismos desde la matriz, los que pueden afectar negativamente a las poblaciones residentes (Collinge, 1996; Grez y Prado, 2000). Tal es el caso observado en el Chaco Serrano en Argentina, donde los pequeños fragmentos de bosque son invadidos por la abeja de miel, *Apis mellifera* Linnaeus (Hymenoptera: Apidae), especie exótica que desplaza a los polinizadores nativos (Aizen y Feinsinger, 1994). Además, un aumento en la relación perímetro/área lleva usualmente a modificaciones ambientales en los fragmentos, las cuales pueden no ser propicias para el desarrollo de las poblaciones residentes. Estos efectos en conjunto son los que se conocen como “efecto de borde” (Murcia, 1995) y que pueden afectar a todo el fragmento en caso que este sea muy pequeño.

En segundo lugar, fragmentos más pequeños tienen menos recursos por lo que toleran poblaciones más pequeñas. Por ejemplo, las poblaciones de *Tetraopes tetraophthalmus* (Coleoptera: Cerambycidae) asociados a malezas aumentan con el tamaño del fragmento debido a que estos poseen mayor cantidad del sustrato herbáceo del cual se alimentan (Matter, 1997). Por último los fragmentos de menor tamaño, por tanto menos aparentes, tienen una menor probabilidad de ser recolonizados (Fahrig y Paloheimo, 1988). De hecho, Venier y Fahrig (1996) demuestran, a través de una modelación, que fragmentos más pequeños poseen menores abundancias poblacionales debidas, en gran parte, a que los individuos requieren más tiempo para descubrirlos y en ese intervalo pueden morir sin llegar a colonizarlos.

Adicionalmente, la fragmentación del hábitat deja a las poblaciones separadas espacialmente lo que puede predisponerlas a su extinción. Esto dependerá de la distancia entre los fragmentos remanentes, del tipo de matriz que los rodea y del comportamiento de dispersión de las especies (Kareiva, 1987; Fahrig y Paloheimo, 1988; Didham, 1997). Modelos de simulación espacialmente explícitos demostraron que fragmentos más aislados soportan poblaciones más pequeñas que fragmentos cercanos (Fahrig y Paloheimo, 1988). En todo caso, el efecto de la distancia por sí solo, puede no ser importante si el tamaño de los fragmentos es el suficiente para asegurar niveles poblacionales viables (Fahrig y Merriam, 1985; Fahrig y Paloheimo, 1988; Harrison y Fahrig, 1995)

Como se mencionó anteriormente, la composición o estructura de la matriz influye fuertemente la dispersión de individuos entre fragmentos y por lo tanto la colonización a nuevos parches. Los movimientos a través de la matriz tendrán éxito cuando su composición o estructura vegetacional sea similar a la de los fragmentos (Farhig y Merriam, 1994; Fahrig, 2001). Así, en paisajes de maleza fragmentados, la recaptura de *Aphthona nigriscutis* Foudras (Coleoptera: Chrysomelidae) es mayor en matrices de pasto que en matrices de arbustos, posibilitándose un mayor intercambio de individuos entre fragmentos rodeados por el primer tipo de matriz (Jonsen *et al.*, 2001). Por otro lado, individuos de *Dicheirus dilatatus* Dejean (Coleoptera: Carabidae) que habitan fragmentos de pastos naturales de 34 cm de altura, ocupan más la matriz compuesta por pastos de 19 cm que los de más baja altura (4,7 cm), facilitando la inmigración hacia aquellos fragmentos rodeados por pastos altos los que poseen características abióticas y de follaje similar a los fragmentos (Collinge y Palmer, 2002). La matriz también puede llegar a constituir un hábitat alternativo al original. Por ejemplo, en Chile la abundancia de coleópteros epigeos en una matriz de pino no difiere de la existente en fragmentos de bosque Maulino rodeados por este tipo de matriz, debido a que en las plantaciones de pino se permite el desarrollo de abundante sotobosque nativo (Grez *et al.*, 2003).

La respuesta de las especies a la fragmentación es muy amplia (Debinski y Holt, 2000). Un cambio en la estructura de un paisaje puede tener un efecto positivo sobre una especie y negativo o neutro para otra. Por ejemplo, dos especies de coccinélidos, *Coleomegilla maculata* Pallas y *Harmonia axyridis* Timberlake, responden de manera opuesta ante la fragmentación de paisajes de trébol, la primera incrementa sus abundancias en paisajes más fragmentados y la otra las mantiene (With *et al.*, 2002). La variabilidad en las respuestas a la fragmentación incluso puede ocurrir dentro de una misma especie donde ciertas etapas del ciclo de vida de un individuo son más susceptibles a la fragmentación que otras. Por ejemplo, las ninfas de *Acheta domestica* (Orthoptera: Gryllidae) son más afectadas que los adultos ante un mismo nivel de fragmentación de pastizales (With *et al.*, 1999).

Las respuestas diferenciales de las especies dependerán de sus características de historia de vida tales como la capacidad de dispersión, tasa reproductiva, nivel trófico o la amplitud en el uso de recursos o del hábitat (i.e., generalistas o especialistas). Especies con

baja capacidad de dispersión tendrán una alta probabilidad de extinción, local o global, en ambientes fragmentados, aún cuando los fragmentos remanentes queden relativamente cercanos entre sí, comparado con lo que ocurre con especies más vágiles. En el caso de las primeras, sus dinámicas poblacionales dependerán más bien de fenómenos demográficos que ocurren al interior del fragmento, tales como nacimientos y muertes, lo que puede llevar a que en próximas temporadas reproductivas no existan los individuos suficientes para mantener o aumentar la abundancia poblacional. Esto no ocurriría en especies con facilidad de dispersión cuyos niveles poblacionales dependerán también del flujo de individuos entre los fragmentos. Así las dos especies de coccinélidos mencionadas anteriormente difieren en su respuesta a la fragmentación de paisajes de trébol debido a su diferente conducta de dispersión. *Coleomegilla maculata*, si bien es hábil rastreando presas a micro escala, tiene una baja capacidad de vuelo, en contraposición con *H. axyridis* que se desplaza fácilmente entre fragmentos en la búsqueda de presas (With *et al.*, 2002). Respecto a los niveles tróficos, especies en los niveles más altos de la cadena alimenticia, tales como los depredadores o parasitoides, son usualmente más sensibles a la fragmentación que los de niveles inferiores, como los herbívoros (Hunter, 2002). Por ejemplo, en praderas de Alemania, un alto número de insectos parasitoides ve disminuida sus abundancias con la fragmentación, en cambio, sólo una especie de herbívoro muestra este patrón. Ello lleva como consecuencia una depresión significativa del parasitoidismo, así el porcentaje de parasitoidismo en *Oxystoma ochropus* (Germ.) (Coleoptera: Apionidae) disminuye de un 70% a un 35% en fragmentos más pequeños (Kruess y Tschardtke, 2000). El mecanismo que explica la mayor sensibilidad de las especies de altos niveles tróficos a la fragmentación es que ésta altera mayormente su capacidad de dispersión que la de sus presas, impidiendo la llegada oportuna de éstos a parches aislados (Kareiva, 1987; Gilbert *et al.*, 1998). Así por ejemplo, en parches fragmentados de *Solidago* sp., los coccinélidos no son capaces de distribuirse en los fragmentos con la misma velocidad que los áfidos, disminuyéndose el control demográfico de sus presas (Kareiva, 1987).

Las respuestas a la fragmentación también pueden variar en el tiempo. En el momento en que un paisaje pierde hábitat y se fragmenta algunos individuos mueren producto de la perturbación, pero los individuos sobrevivientes pueden ingresar a los fragmentos y concentrarse en éste único hábitat remanente, incrementando allí su densidad. Este fenómeno se conoce como “empaquetamiento” de individuos (Debinski y Holt, 2000) y se interpreta como un efecto positivo de la fragmentación. Sin embargo, el empaquetamiento inicial puede desaparecer en el tiempo debido a la disminución en la calidad del hábitat en los fragmentos (e.g., disminución en la disponibilidad de alimento o refugios) lo que altera algunos procesos demográficos, pudiendo disminuir la reproducción o incrementar la mortalidad (Falcu, 2004). Por ello, es importante seguir la trayectoria de los efectos de la fragmentación no sólo en el corto sino también en el largo plazo.

Fragmentación versus pérdida de hábitat

En un sentido estricto, la fragmentación del hábitat implica solamente la ruptura en pequeñas unidades discretas de lo que originalmente era un hábitat continuo (Fahrig, 1998; 2003). Sin embargo, la fragmentación, usualmente, lleva acompañada una pérdida de hábitat. La pérdida de hábitat generalmente tiene efectos negativos sobre las abundancias poblacionales. En cambio, la fragmentación, si bien usualmente se le asigna un efecto negativo sobre las poblaciones y comunidades, algunos pocos trabajos teóricos y empíricos indican que ella puede llegar a tener efectos positivos. Estos efectos de la fragmentación se manifiestan sólo a altos niveles de pérdida de hábitat (> 70%) (Andrén, 1994; Fahrig, 1998; Caley *et al.*, 2001; With *et al.*, 2002; Fahrig, 2003). A pesar de producir efectos por separado, fragmentación y pérdida han sido confundidas en la mayor parte de los estudios, lo que impide esclarecer si las consecuencias observadas derivan de la pérdida de hábitat, de la fragmentación o de ambas (Fahrig, 1997; Fahrig, 1998; Caley *et al.*, 2001; McGarigal y Cushman, 2002; Fahrig, 2003). Así de 100 artículos científicos publicados hasta abril del 2002, pertenecientes a la base de datos Cambridge Scientific Abstracts, que tratan el tema de la fragmentación del hábitat, sólo 17 evalúan el efecto de “fragmentación *per se*” (Fahrig, 2003).

La confusión de fragmentación y pérdida de hábitat se debe principalmente a que la mayor parte de los estudios de fragmentación se han realizado en “experimentos naturales” (*sensu* Diamond, 1986) donde es difícil separar ambas variables. Un experimento natural se define como aquella situación en que ocurre naturalmente un cambio o perturbación y se evalúan las consecuencias de dicha variación (Diamond 1986). En estudios de fragmentación un experimento natural es cuando el investigador ocupa un sistema ya fragmentado para poner a prueba sus hipótesis (e.g., un bosque fragmentado). En cambio, cuando la perturbación (e.g., fragmentación) es producida en terreno por el experimentador se trata de un “experimento manipulativo de campo” (*sensu* Hurlbert 1984). Este tipo de experimentos es muy costoso tanto logística como económicamente, por lo que usualmente sólo se realizan a muy pequeña escala espacial y temporal. Sin embargo, tienen la ventaja de controlar más adecuadamente las variables independientes (e.g., forma, tamaño o aislamiento de un fragmento) que un experimento natural y por ello son altamente recomendados para avanzar en el entendimiento de las consecuencias de este tipo de perturbación (Debinski y Holt, 2000; McGarigal y Cushman, 2002; Holt y Debinski, 2003). A pesar de esta recomendación, los experimentos manipulativos de campo son escasos en la literatura a nivel mundial. De hecho, hasta el 2002, sólo 5 experimentos manipulativos de campo habían estudiado los efectos separados de la fragmentación y pérdida de hábitat (Fahrig, 2003). Por ejemplo, Caley *et al.*, (2001) estudió el efecto de la fragmentación *per se* (sin pérdida de hábitat) de corales sobre la abundancia de crustáceos. Por otro lado en Chile desde el año 1992 al 2004 se han publicado 54 artículos que analizan los efectos de la fragmentación del hábitat. Un alto porcentaje de estos ocupan una aproximación experimental, pero sólo el 24% son manipulativos y el resto son experimentos naturales (A.A. Grez y M. Bustamante-Sánchez, comunicación personal¹).

1. A.A. Grez, A. A. y M. Bustamante-Sánchez, 2005, [comunicación personal]. U.Chile, Fac. Cs. Veterinarias y Pecuarias.

Importancia del estudio de la fragmentación del hábitat

El efecto de la fragmentación sobre las especies es un tema relevante por varios motivos. Desde el punto de vista de la conservación biológica es necesario entender como la fragmentación *per se* afecta los procesos que influyen la dinámica de las poblaciones y desarrollar estrategias para mantener las especies, asegurar la diversidad, las interacciones tróficas y el funcionamiento de los ecosistemas. Conociendo los efectos de la fragmentación es posible diseñar las mejores estrategias de diseño del paisaje en caso que sea inevitable una pérdida de hábitat. También es posible establecer estrategias de restauración de sistemas ya fragmentados con el fin de disminuir al máximo la probabilidad de extinción de poblaciones de interés en conservación (Collinge, 1996; Caley *et al.*, 2001; Hunter, 2002). Por otro lado, desde el punto de vista de manejo de plagas, la fragmentación de los paisajes agrícolas altera las interacciones depredador-presa, pudiendo resultar en un incremento desmedido de poblaciones de herbívoros y consecuente daño a los cultivos (Hunter, 2002; With *et al.*, 2002). Un buen diseño de la distribución espacial de los cultivos y su manejo permitirá un control más eficiente de estas plagas por parte de sus enemigos naturales.

En la literatura de fragmentación, existe un gran sesgo en el tipo de sistemas estudiados, concentrándose la mayor parte de los estudios en sistemas naturales y muy pocos en agro-ecosistemas. De hecho en Chile, sólo un 19% de los 54 trabajos en fragmentación publicados entre 1992 y 2004 fueron realizados en sistemas agrícolas (A.A. Grez y M. Bustamante-Sánchez, comunicación personal¹). Esta memoria de título es una contribución a disminuir ese sesgo al estudiar el efecto de la fragmentación de un agroecosistema de alfalfa sobre las densidades poblacionales de coccinélidos y sus presas los áfidos.

Respuestas de los coccinélidos y sus presas, los áfidos, a la fragmentación del hábitat

Los insectos son afectados por la fragmentación del hábitat (Didham, 1997; Collinge y Forman, 1998). Entre ellos, los coccinélidos responden a la fragmentación del hábitat incluso a una pequeña escala espacial (i.e., de unos pocos metros) (Kareiva, 1987; Grez, 1997; Grez y Prado, 2000; With *et al.*, 2002). Tanto las larvas como los adultos son depredadores que consumen principalmente áfidos por lo que se han usado frecuentemente como controladores biológicos. Sin embargo, ellos también consumen huevos de lepidópteros o polen. En Chile existen varias especies de coccinélidos, tales como *Eriopis connexa* (Germ.), *Hyperaspis sphaeridioides* Mulsant, *Hippodamia variegata* (Goeze) e *Hippodamia convergens* Guér., las dos primeras de origen nativo y las otras dos introducidas al país para el control biológico de áfidos de los cereales (Aguilera *et al.*, 1981; Zúñiga *et al.*, 1986; Grez, 1997; Grez y Prado, 2000).

La abundancia y dispersión de estas especies de coccinélidos es modulada por la relación perímetro/área de los fragmentos (determinado por su forma y tamaño), la calidad de la matriz que rodea a los fragmentos y el grado de subdivisión del hábitat. Ellos presentan menores abundancias en aquellos fragmentos alargados, con una alta relación perímetro/área, en relación a lo que ocurre en fragmentos cuadrados, con una baja relación perímetro/área. Por otro lado, fragmentos que están rodeados por una matriz inhóspita para los coccinélidos, presentan mayores abundancias de estos insectos que fragmentos rodeados por una vegetación que es utilizada por ellos (Grez y Prado, 2000). Por otra parte, paisajes subdivididos desarrollan una menor abundancia de coccinélidos que paisajes continuos, siempre y cuando la vegetación entre los fragmentos no sea utilizada por ellos (Grez, 1997). Estos cambios en las abundancias se explican, en parte, por modificaciones en la conducta de dispersión de los coccinélidos (i.e., inmigración y emigración), por el desarrollo de la vegetación al interior de los fragmentos y por la abundancia de áfidos (Grez, 1997; Grez y Prado, 2000). Al evaluar el efecto del aislamiento entre fragmentos y de la pérdida diferencial de hábitat sobre la abundancia de *E. connexa*, se observa que a igual pérdida de hábitat, fue más abundante en paisajes con fragmentos más cercanos (2 m) que lejanos (6 m) y en paisajes con menor pérdida de hábitat. Además, *E. connexa* se distribuyó

preferencialmente en zonas de alfalfa crecida y en menor grado en áreas donde la alfalfa había sido segada, pero esto se revirtió en la medida que los fragmentos de alfalfa perdieron calidad (Maureira, 2003).

Los áfidos (Hemiptera: Aphididae) son plagas de diferentes cultivos. Consumen la savia de frutales, cereales y leguminosas, entre otros vegetales, además de transmitirles virus fitopatógenos. Dentro de las leguminosas visitadas por áfidos se encuentra la alfalfa, que es infestada por varias especies de estos insectos como *Therioaphis trifolli* (Monell), *Aphis craccivora* Koch y *Acyrtosiphon pisum* (Harris). Todas estas especies tienen actualmente una distribución cosmopolita y fueron introducidas a Chile en las últimas tres décadas (Artigas, 1994). Las abundancias poblacionales de áfidos y coccinélidos desarrolladas a través del tiempo se reflejan en curvas que son típicas de una relación depredador-presa, donde las dinámicas poblacionales de áfidos son seguidas, con un tiempo de desfase, por la de los coccinélidos, sugiriendo que la abundancia de estos últimos es consecuencia de la dinámica de los áfidos (Grez, 1997; Grez y Prado, 2000). Por otro lado los áfidos son afectados por la intervención del hábitat incluso a pequeña escala espacial. Así, por ejemplo, en pastizales calcáreos fragmentados en Suiza, la abundancia de áfidos es mayor en aquellos remanentes de hábitat de menor tamaño en comparación con un paisaje continuo (Braschler *et al.*, 2003). Esto coincide con lo observado por Kareiva (1987) en que los áfidos alcanzan niveles de plaga en paisajes fragmentados y no así en hábitats continuos de *Solidago* sp.

HIPÓTESIS

La fragmentación y aislamiento diferencial de la vegetación afectará la distribución y abundancia de coccinélidos y de sus presas, los áfidos.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar experimentalmente, a través del tiempo, el efecto de la fragmentación y aislamiento diferencial de la vegetación sobre la abundancia y distribución de coccinélidos y sus presas, los áfidos, asociados a alfalfa.

Objetivos específicos

- 1) Evaluar, a través del tiempo, el efecto de la fragmentación en la distribución espacial de coccinélidos y áfidos dentro de cada paisaje (i.e., fragmentos versus matriz).
- 2) Evaluar, a través del tiempo, el efecto del grado de fragmentación sobre la abundancia de coccinélidos y áfidos en paisajes con igual pérdida de hábitat.
- 3) Evaluar, a través del tiempo, el efecto del grado de aislamiento entre fragmentos sobre la abundancia de coccinélidos y áfidos en paisajes con igual pérdida de hábitat.

MATERIAL Y MÉTODO

El estudio se realizó entre septiembre del 2002 y marzo del 2003 en el Campus Antumapu en la Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias de la Universidad de Chile, en paisajes de alfalfa (*Medicago sativa* L.) (Pioneer 5683) establecidos especialmente para los fines de esta investigación. La alfalfa mantiene poblaciones abundantes de coccinélidos y, por lo tanto, constituye un sustrato vegetacional adecuado para trabajar con este grupo de insectos (Grez y Prado 2000).

La primera semana de septiembre se sembró alfalfa en quince paisajes de 30 x 30 m, distribuidos linealmente en 3 bloques de 5 paisajes cada uno. Cada bloque estaba separado del otro por 50 m y la distancia entre paisajes dentro de cada bloque fue de 20 m. El 12 de diciembre, cuatro paisajes de cada bloque fueron intervenidos, extrayendo en todos el 84% de su hábitat (i.e., pérdida de hábitat constante) mediante un tractor y una rastra. El hábitat remanente fue fragmentado y aislado en diferentes grados (4 ó 16 fragmentos y 2 ó 6 metros). Quedaron así paisajes con 4 fragmentos de 36 m² o 16 fragmentos de 9 m², los cuales fueron separados entre sí por 2 ó 6 metros. El quinto paisaje de cada bloque no fue intervenido, permaneciendo como paisaje control. Este permitió evaluar los cambios temporales de la fauna en ausencia de cualquier perturbación. Además, al comparar este paisaje control con los otros paisajes fragmentados fue posible evaluar el efecto de un mismo nivel de pérdida de hábitat en paisajes con diferentes niveles de fragmentación y aislamiento. De esta manera, en cada bloque se asignaron aleatoriamente los siguientes tratamientos: 1) 4 fragmentos separados por 6 m, 2) 16 fragmentos separados por 6 m, 3) 4 fragmentos separados por 2 m, 4) 16 fragmentos separados por 2 m y 5) control (Fig. 1). La pérdida de hábitat, el grado de fragmentación y de aislamiento se mantuvieron constantes hasta abril del 2003, pasando una rastra y aplicando herbicidas selectivos según necesidad, para dejar libre de alfalfa u otro tipo de vegetación al suelo que rodeaba a los fragmentos (matriz).

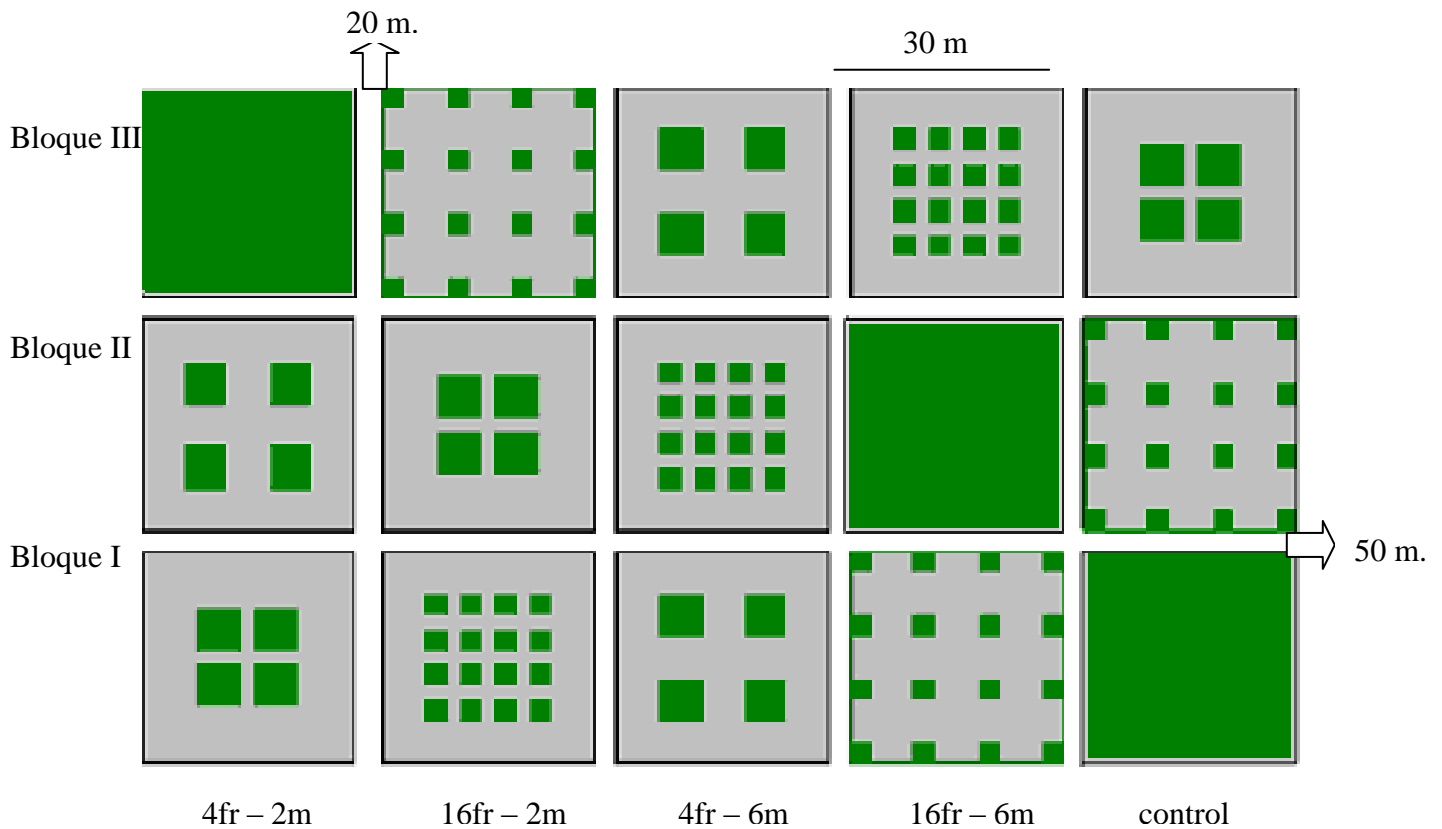


Fig. 1: Esquema del diseño experimental de los 15 paisajes distribuidos en 3 bloques. El color gris representa a la matriz y el verde a los fragmentos y el control. Las distancias no están a escala.

Los coccinélidos fueron muestreados mediante redes entomológicas desmontables, con una apertura de 30 cm de diámetro, método que ha sido sindicado como el mejor estimador de las abundancias de coccinélidos en alfalfa (Elliott y Michels, 1997). En cada paisaje se seleccionaron 32 puntos (coordenadas) al azar. Para la selección de los puntos a muestrear se tuvieron en consideración dos aspectos. Lo primero es que éstos debían estar separados a lo menos por 3 m, ya que muestreos anteriores en alfalfa, en la misma época del año, arrojaron que no hay dependencia espacial de los datos por sobre esta distancia (A.A. Grez, comunicación personal¹). Lo segundo es que en los paisajes que fueron fragmentados (cuatro en cada bloque), la mitad de los puntos seleccionados fueran en la superficie destinada a fragmentos y la otra mitad en la superficie destinada a la matriz. En cada punto de muestreo se pasó la red 4 veces para cubrir un área de 2 m². Inmediatamente

de pasada la red se revisó su contenido y se contabilizaron los adultos y las larvas de las distintas especies de coccinélidos. Además, paralelamente a cada muestreo de coccinélidos, se realizó un muestreo independiente para contabilizar los áfidos presentes. En este muestreo se pasó la red en 8 puntos dentro de cada paisaje.

Los muestreos se realizaron el 5 de diciembre (semana -1), 19 de diciembre (semana 1), 2 de enero (semana 3), 16 de enero (semana 5), 30 de enero (semana 7), 12 de marzo (semana 13) y 25 de marzo (semana 15). La comparación entre las **semanas -1 y 1** permitió evaluar si existió un efecto empaquetamiento inmediatamente luego de la fragmentación. El periodo que comprende las **semanas 1 a 7** permitió ver los efectos a **corto plazo** de la fragmentación y aislamiento sobre los coccinélidos. Los insectos colectados durante este periodo representan mayormente individuos que han inmigrado al sitio de estudio luego de haber sobrevivido el invierno en sus lugares de hibernación. Los dos últimos muestreos de marzo, en adelante **semanas 13 y 15**, permitieron evaluar el efecto a **largo plazo** de la fragmentación y aislamiento diferencial. En esta etapa la mayor parte de los coccinélidos han cesado su etapa de inmigración. Esto, unido al hecho de que los coccinélidos demoran un mes en alcanzar su estado adulto y reproductivo y que pueden vivir como adultos durante varios meses (Etchégaray y Barrios, 1979), sugiere que la mayor parte de los insectos colectados durante el segundo periodo son mayoritariamente aquellos sobrevivientes del primer periodo y los nuevos individuos emergidos de los huevos depositados durante el verano en los paisajes de alfalfa, más que inmigrantes desde fuera del área de estudio.

El efecto del tipo de hábitat (fragmento versus matriz) sobre la distribución de coccinélidos y áfidos en los paisajes se evaluó en tres periodos de tiempo: a) entre semanas -1 y 1 para evaluar el efecto inmediato de la fragmentación sobre la distribución de estos insectos, b) entre semanas 1 y 7 para evaluar el efecto a corto plazo y c) entre semanas 13 y 15 para evaluar el efecto a largo plazo. Para los periodos a) y c) que involucraban sólo dos fechas se utilizaron ANDEVAs y para el período b) que involucraba varias fechas, se realizó un ANCOVA, con el tiempo como co-variable. En caso de existir efectos significativos se realizó la prueba LSM para comparar los promedios.

Para evaluar si existió un empaquetamiento inmediatamente luego de la fragmentación se calculó la diferencia en las abundancias en cada paisaje entre el tiempo -1 y 1 a través de:

$$(Ab_1 - Ab_{-1})/Ab_{-1}$$

siendo Ab_1 la abundancia en la semana 1 y Ab_{-1} la abundancia en la semana -1. Estos resultados se analizaron mediante un ANDEVA.

Los mismos ANDEVAs y ANCOVAs utilizados arriba en el corto y largo plazo se hicieron para evaluar el efecto del tipo de paisaje, considerando las diferentes combinaciones de fragmentación y aislamiento, incluido el paisaje control, sobre la abundancia de coccinélidos y áfidos. Además, para evaluar el efecto del nivel de fragmentación (4 ó 16 fragmentos) y de aislamiento (2 ó 6 m) se corrieron estos análisis sin incluir el control, pero ahora considerando solamente los paisajes fragmentados. Las variables respuestas en estos últimos análisis fueron a) los adultos de las cuatro especies más abundantes de coccinélidos, b) las larvas de las tres especies más abundantes y c) el total de áfidos.

El modelo de cada ANDEVA fue el siguiente:

$$Y = \mu + P_i + T_j + (P*P)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Y : variable respuesta (abundancia)

μ : promedio poblacional

P_i : efecto del tipo de hábitat, paisaje o grado de fragmentación y de aislamiento.

T_j : efecto tiempo

$(P*P)_{ij}$: efecto interacción entre variables

ε_{ijk} : efectos residuales

El modelo a seguir en cada ANCOVA fue el siguiente.

$$Y = \mu + P_i + (P*P)_{ij} + b_1(x)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Y : variable respuesta (abundancia)

μ : promedio poblacional

P_i : efecto del tipo de hábitat, del paisaje o grado de fragmentación o de aislamiento.

$(P*P)_{ij}$: efecto interacción entre variables

$b_1(x)_{ij}$: covariable tiempo

ε_{ijk} : efectos residuales

Todos los análisis se realizaron en el paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc. 1989-1996).

RESULTADOS

A lo largo de todo el estudio se encontraron 9.708 individuos que correspondieron a los estados adulto y larvario de *Eriopis connexa* (Germ.), *Hippodamia variegata* (Goeze) e *Hippodamia convergens* Guerin (3448, 5266 y 629 individuos, respectivamente) y a los estados adultos de *Hyperaspis sphaeridioides* Mulsant (303 ejemplares), *Adalia deficiens* Mulsant, *Adalia bipunctata* (L.), *Cicloneda sanguinea* (L.), *Psyllobora picta* (Ger.), *Adalia angulifera* Mulsant y *Scymnus* sp con 62 individuos en total.

La abundancia de coccinélidos totales fue incrementando desde la semana -1 a la semana 5 para luego decrecer y volver a aumentar durante las semanas 13 a 15. Las abundancias de las diferentes especies variaron a lo largo del tiempo. *Eriopis connexa*, en su estado adulto y larvario, dominó desde la semana -1 a la 7; paralelamente *H. variegata* (adultos y larvas) fue aumentando, llegando a representar alrededor del 70% de los coccinélidos totales durante los últimos dos muestreos. *Hippodamia convergens* e *H. sphaeridioides* se encontraron durante todo el periodo experimental, pero con menor abundancia que las especies anteriores. El resto de las especies se presentaron de manera esporádica y en baja cantidad (Figs.2 y 3).

El estado adulto fue siempre el más abundante, observándose un máximo durante la semana 15 ($F_{(6,60)} 33.3$; $P < 0.001$) lo que se explica por el alto número de individuos de *H. variegata* (Fig. 2). Las larvas estuvieron presentes durante todo el periodo de estudio y fueron incrementando lentamente hasta alcanzar la mayor abundancia en el último muestreo, particularmente las de *H. variegata* ($F_{(6,60)} 20,4$; $P < 0.001$, Fig. 3).

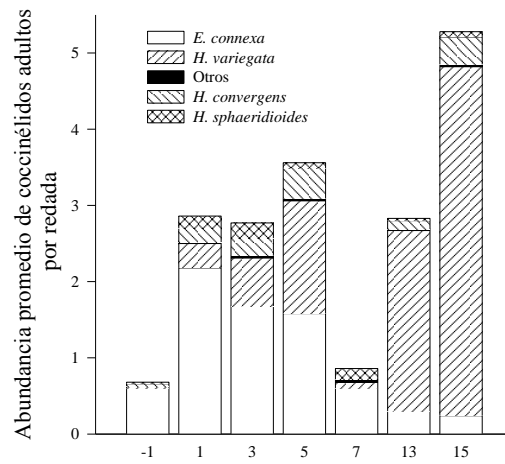


Figura 2. Abundancia promedio de adultos de las diferentes especies de coccinélidos por redada entre el 17 de diciembre de 2002 (semana -1) y el 25 de marzo del 2003 (semana 15).

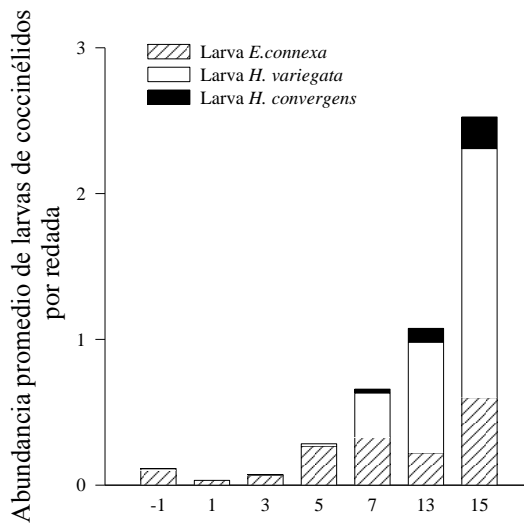


Figura 3. Abundancia promedio de larvas de las diferentes especies de coccinélidos por redada entre el 17 de diciembre de 2002 (semana -1) y el 25 de marzo del 2003 (semana 15).

Por otro lado se encontraron 11.052 áfidos, que correspondieron a *Therioaphis trifolli* (Monell), *Aphis craccivora* Koch y *Acyrtosiphun pisum* (Harris). La abundancia de áfidos totales disminuyó luego de la fragmentación, para luego ir aumentando hasta alcanzar su máximo en la semana 15. *Therioaphis trifolli* dominó durante todo el estudio (10.711 individuos), por su lado *A. craccivora* y *A. pisum* se encontraron durante todo el periodo experimental, pero con abundancias muy bajas (241 y 100 individuos, respectivamente) (Fig. 4).

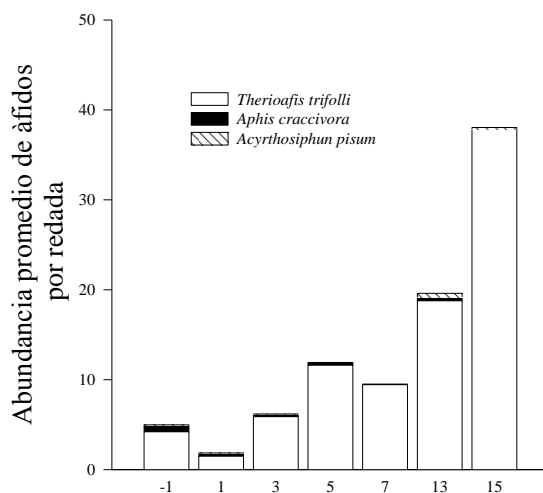


Figura 4. Abundancia promedio de las diferentes especies de áfidos por redada entre el 17 de diciembre de 2002 (semana -1) y el 25 de marzo del 2003 (semana 15).

ABUNDANCIA DE COCCINÉLIDOS Y ÁFIDOS EN FRAGMENTOS Y MATRIZ (Objetivo 1)

Previo a la fragmentación (semana -1), los coccinélidos y los áfidos tenían la misma abundancia en los puntos que luego pasarían a ser fragmentos o matriz. Sin embargo, inmediatamente luego de la fragmentación (semana 1) ellos aumentaron significativamente en los fragmentos, alcanzando allí 14 y 9 veces (coccinélidos y áfidos, respectivamente) más individuos que en la matriz, donde prácticamente desaparecieron (Figs. 5 y 6, Tabla 1).

Posteriormente, tanto en el corto como en el largo plazo (semanas 1 a 7 y 13 a 15) las mayores abundancias de coccinélidos y áfidos en los fragmentos que en la matriz continuaron siendo significativas, independiente del nivel de fragmentación y aislamiento de los paisajes (Tabla 1). En el corto plazo, estos insectos alcanzaron abundancias hasta 19 (coccinélidos) y 99 (áfidos) veces mayores en los fragmentos que en la matriz y en el largo plazo estos valores subieron hasta 100 y 160 (Figs. 5 y 6).

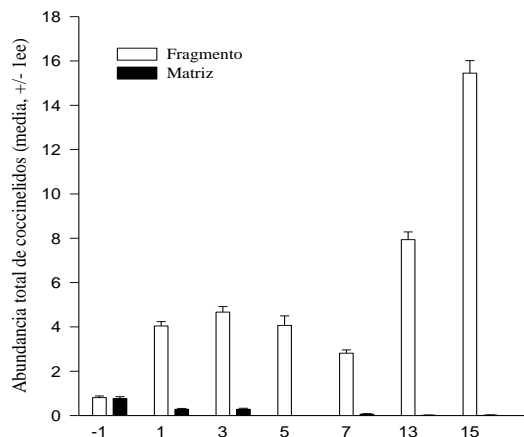


Figura 5. Abundancia promedio de coccinélidos totales (adultos y juveniles) en los diferentes tipos de hábitat (fragmento y matriz) entre el 17 de diciembre de 2002 (semana – 1) y el 25 de marzo del 2003 (semana 15). Los valores para todos los paisajes fragmentados fueron agrupados.

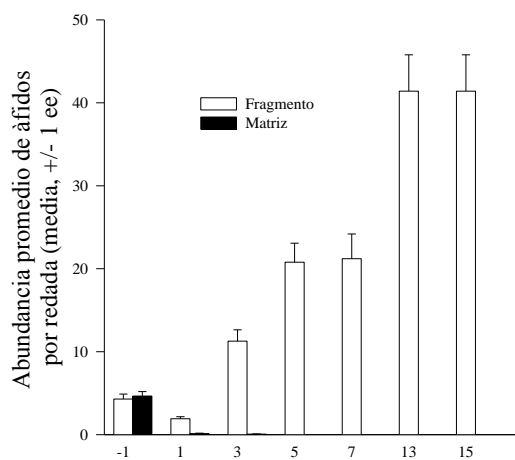


Figura 6. Abundancia promedio de áfidos totales en los diferentes tipos de hábitat (fragmento y matriz) entre el 17 de diciembre de 2002 (semana –1) y el 25 de marzo del 2003 (semana 15). Los valores para todos los paisajes fragmentados fueron agrupados.

Tabla 1. Resultados de los ANDEVAs (semanas -1 y 1 y 13 y 15) y ANCOVAs (semanas 1 a 7) para el efecto tipo de hábitat sobre las abundancias de coccinélidos y áfidos totales.

	Coccinélidos		Áfidos	
Semanas -1 a 1				
Hábitat	$F_{(1,15)}=106,5$	$P<0,001$	$F_{(1,15)}=11,68$	$P<0,001$
Hábitat*Tiempo	$F_{(1,15)}=102,4$	$P<0,001$	$F_{(1,15)}=18,34$	$P<0,001$
Semanas 1 a 7				
Hábitat	$F_{(1,10)}=183,26$	$P<0,001$	$F_{(1,9)}=367,7$	$P<0,001$
Hábitat*Fragmentación	$F_{(1,10)}= 0,02$	$P=0,87$	$F_{(1,9)}= 0,88$	$P=0,35$
Hábitat*Aislamiento	$F_{(1,10)}=2,16$	$P=0,14$	$F_{(1,9)}=2,45$	$P=0,12$
Semanas 13 a 15				
Hábitat	$F_{(1,10)}=164,0$	$P<0,001$	$F_{(1,9)}=435,5$	$P<0,001$
Hábitat*Fragmentación	$F_{(1,10)}=2,46$	$P=0,12$	$F_{(1,9)}=1,39$	$P=0,24$
Hábitat*Aislamiento	$F_{(1,10)}=0,13$	$P=0,71$	$F_{(1,9)}=0,12$	$P=0,73$

**EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN Y AISLAMIENTO SOBRE LAS
ABUNDANCIAS DE COCCINÉLIDOS Y ÁFIDOS (Objetivos 2 y 3)**

Efectos inmediatos

En general, inmediatamente luego de la fragmentación las diferentes especies de coccinélidos y áfidos no variaron sus abundancias en un mismo paisaje, salvo por *H. convergens* cuyo incremento fue significativamente mayor en el control que en los paisajes 4fr – 2m y 16fr – 6m (Figs. 7 y 8, Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del ANDEVA para el efecto del tipo de paisaje sobre el empaquetamiento de coccinélidos y áfidos. Para esto se calculó la diferencia entre las abundancias en la semanas 1 y la semana –1 con el índice descrito en Materiales y Métodos. (l) = larvas de coccinélidos.

Especie	Paisaje	
	F _(4,8)	P
<i>E. connexa</i>	2,63	0,11
<i>E. connexa</i> (l)	2,10	0,17
<i>H. variegata</i>	1,38	0,32
<i>H. variegata</i> (l)	1,29	0,34
<i>H. convergens</i>	4,89	0,02
<i>H. convergens</i> (l)	1,00	0,46
<i>H. sphaeridioides</i>	0,38	0,81
Áfidos totales	1,82	0,21

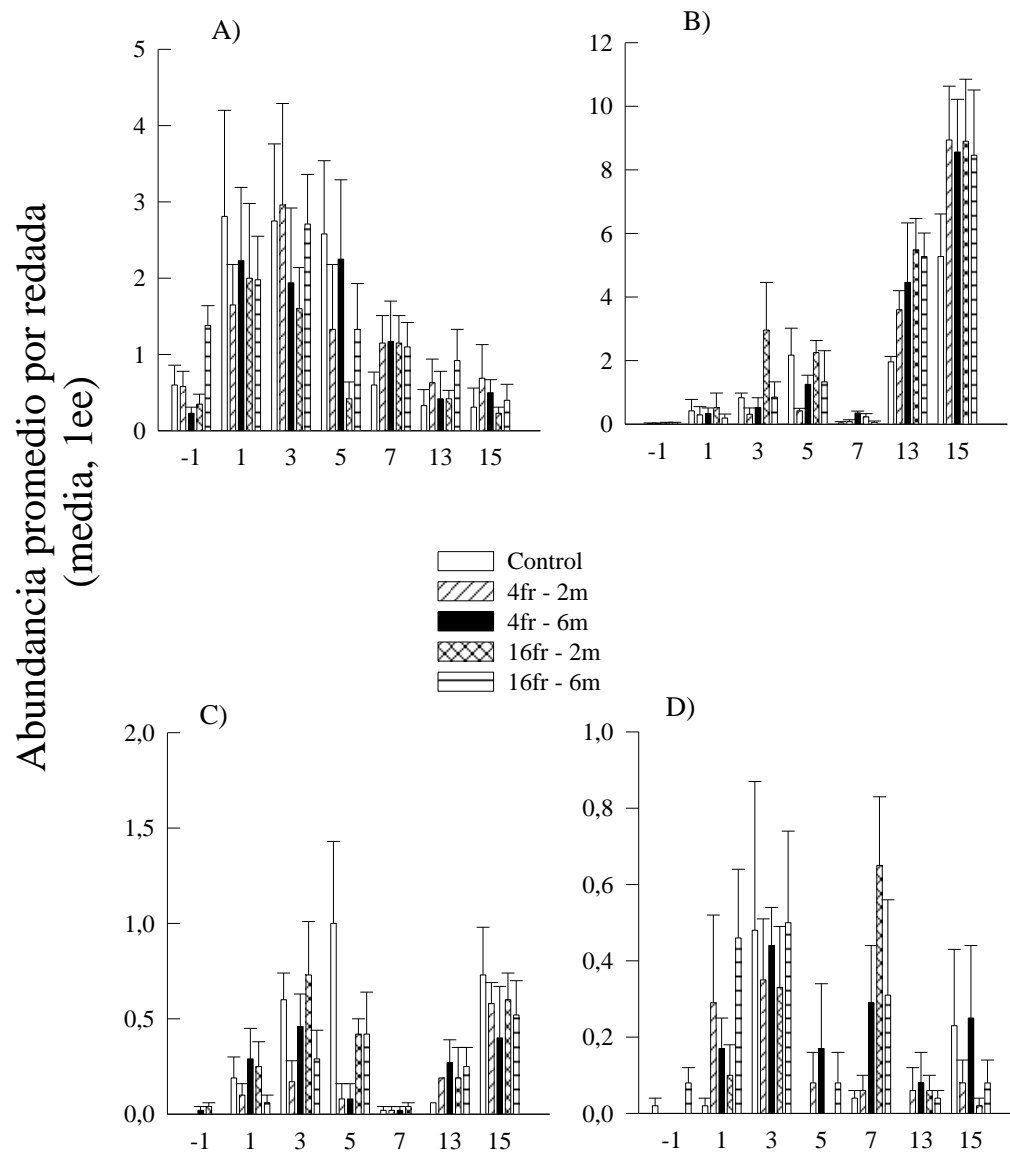


Figura 7. Abundancia promedio por redada, según paisaje, de los estados adultos de A) *E. connexa*, B) *H. variegata*, C) *H. convergens* y D) *H. sphaeridioides*, entre el 17 de diciembre de 2002 (semana -1) y el 25 de marzo del 2003 (semana 15).

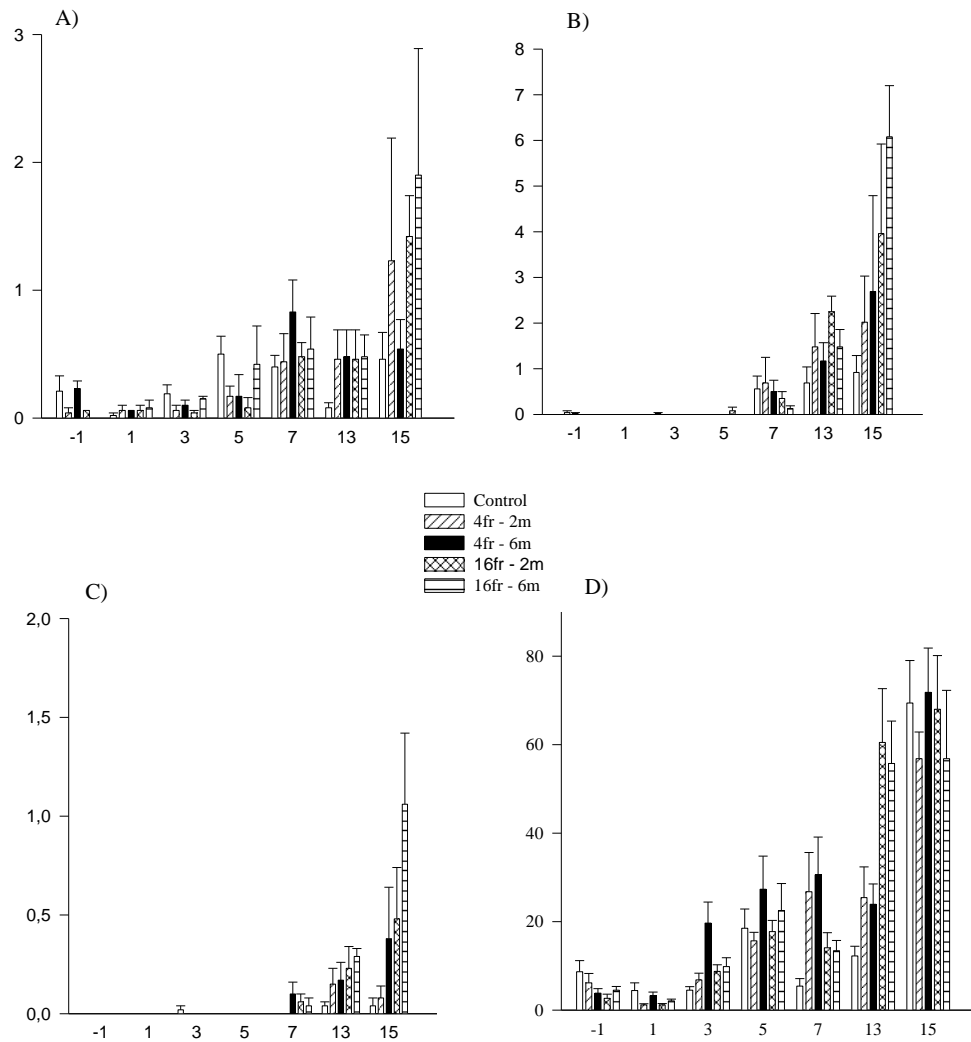


Figura 8. Abundancia promedio por redada, según paisaje, de las larvas de A) *E. connexa*, B) *H. variegata* y C) *H. convergens* y de D) áfidos totales, entre el 17 de diciembre de 2002 (semana -1) y el 25 de marzo del 2003 (semana 15).

Efectos a corto plazo

En el corto plazo, los adultos y larvas de *E. connexa* y los adultos de *H. convergens* fueron más abundantes en el paisaje control que en los cuatro paisajes fragmentados, en tanto que los adultos de *H. variegata* e *H. sphaeridioides* y las larvas de *H. variegata* e *H. convergens* y los áfidos no presentaron diferencias significativas entre los paisajes (Figs. 7 y 8, Tabla 3).

Al analizar las abundancias de coccinélidos y áfidos en los paisajes fragmentados (i.e., sin considerar el control) para evaluar el efecto del nivel de fragmentación y de aislamiento, los adultos de *H. variegata* e *H. convergens* fueron y tendieron ($P = 0,06$), respectivamente, a ser más abundantes en los paisajes con 16 fragmentos que en aquellos con 4 fragmentos (Tabla 4). Más aún, hubo una interacción significativa entre el nivel de fragmentación y aislamiento sobre las abundancias de estas especies, siendo ellas más abundantes en los paisajes de 16 fragmentos separados por 2 m (Tabla 4). *Hyperaspis sphaeridioides*, los adultos y larvas de *E. connexa*, las larvas de *H. variegata* e *H. convergens* y los áfidos no fueron afectados por el nivel de fragmentación ni aislamiento (Tabla 4).

Tabla 3. Resultados de los ANCOVAs para el efecto a corto plazo del tipo de paisaje sobre las abundancias de los adultos y larvas (l) de *E. connexa*, *H. variegata*, *H. convergens*, los adultos de *H. sphaeridioides* y áfidos totales.

Especie	Paisaje	
<i>E. connexa</i>	F _(4,53) =6,56	P< 0,001
<i>E. connexa</i> (l)	F _(4,52) =2,61	P= 0,04
<i>H. variegata</i>	F _(4,53) =1,74	P=0,15
<i>H. variegata</i> (l)	F _(4,52) =0,93	P=0,45
<i>H. convergens</i>	F _(4,53) =3,12	P= 0,02
<i>H. convergens</i> (l)	F _(4,52) =0,91	P=0,46
<i>H. sphaeridioides</i>	F _(4,52) =2,05	P=0,10
Áfidos totales	F _(4,52) =1,98	P=0,11

Tabla 4. Resultados de los ANCOVAs para el efecto a corto plazo del nivel de fragmentación, de aislamiento y su interacción, sobre las abundancias de los adultos y larvas (l) de *E. connexa*, *H. variegata*, *H. convergens*, los adultos de *H. sphaeridioides* y áfidos totales. Los grados de libertad del error varían en función del modelo del ANCOVA que mejor se ajustó a los datos.

Especie	Fragmentación		Aislamiento		Fragmentación * Aislamiento	
<i>E. connexa</i>	F _(1,42) =0,71	P=0,40	F _(1,42) =0,77	P=0,38	F _(1,42) =0,27	P=0,60
<i>E. connexa</i> (l)	F _(1,43) =0,00	P=0,94	F _(1,43) =2,79	P=0,10	F _(1,43) =0,03	P=0,86
<i>H. variegata</i>	F _(1,42) =5,37	P=0,02	F _(1,42) =1,07	P=0,30	F _(1,42) =5,48	P=0,02
<i>H. variegata</i> (l)	F _(1,43) =0,94	P=0,33	F _(1,43) =0,6	P=0,44	F _(1,43) =0,04	P=0,85
<i>H. convergens</i>	F _(1,42) =3,46	P=0,06	F _(1,42) =1,03	P=0,71	F _(1,42) =4,74	P=0,03
<i>H. convergens</i> (l)	F _(1,43) =0,00	P=1,00	F _(1,43) =0,98	P=0,32	F _(1,43) =2,08	P=0,15
<i>H. sphaeridioides</i>	F _(1,41) =0,87	P=0,35	F _(1,41) =0,77	P=0,38	F _(1,41) =0,00	P=0,99
Áfidos totales	F _(4,52) =1,98	P=0,11	F _(4,52) =1,98	P=0,11	F _(4,52) =1,98	P=0,11

Efectos a largo plazo

En el largo plazo, a nivel de paisaje solo el estado larvario de *H. convergens* presentó diferencias significativas, siendo más abundante en los paisajes con 16 fragmentos separados por 6 m (Fig. 8, Tabla 5). Al analizar el efecto del nivel de fragmentación, las larvas de *H. convergens* e *H. variegata* fueron y tendieron a ser (P=0,07), respectivamente, más abundantes en los paisajes con 16 fragmentos, en cambio las otras especies de coccinélidos, sus larvas y los áfidos tuvieron abundancias similares en paisajes con diferentes niveles de fragmentación. Ninguna especie fue afectada por el aislamiento entre fragmentos (Tabla 6).

Tabla 5. Resultados de los ANDEVAs para el efecto a largo plazo del tipo de paisaje, sobre las abundancias de los adultos y larvas (l) de *E. connexa*, *H. variegata*, *H. convergens*, los adultos de *H. sphaeridioides* y áfidos totales

Especie	Paisaje	
	F _(4,24)	P
<i>E. connexa</i>	0,55	0,70
<i>E. connexa</i> (l)	0,67	0,62
<i>H. variegata</i>	0,38	0,81
<i>H. variegata</i> (l)	1,37	0,27
<i>H. convergens</i>	1,53	0,22
<i>H. convergens</i> (l)	2,98	0,03
<i>H. sphaeridioides</i>	0,57	0,68
Áfidos totales	0,72	0,58

Tabla 6. Resultados de los ANDEVAs para el efecto a largo plazo del nivel de fragmentación, de aislamiento y su interacción, sobre las abundancias de los adultos y larvas (l) de *E. connexa*, *H. variegata*, *H. convergens*, los adultos de *H. sphaeridioides* y áfidos totales.

Especie	Fragmentación		Aislamiento		Fragmentación * Aislamiento	
	F _(1,19)	P	F _(1,19)	P	F _(1,19)	P
<i>E. connexa</i>	0,11	0,74	0,12	0,73	1,79	0,19
<i>E. connexa</i> (l)	1,15	0,29	0,01	0,90	0,66	0,42
<i>H. variegata</i>	0,39	0,54	0,00	0,96	0,08	0,78
<i>H. variegata</i> (l)	3,55	0,07	0,25	0,62	0,09	0,77
<i>H. convergens</i>	0,10	0,75	0,08	0,78	0,04	0,84
<i>H. convergens</i> (l)	5,13	0,03	2,83	0,10	0,34	0,56
<i>H. sphaeridioides</i>	1,45	0,24	0,99	0,33	0,42	0,52
Áfidos totales	1,48	0,23	0,00	0,95	0,32	0,57

DISCUSIÓN

Como era esperable, la distribución de coccinélidos y áfidos fue afectada por la fragmentación del hábitat. Previo a la fragmentación de la alfalfa, recursos tales como alimento (i.e., áfidos y polen para los coccinélidos y la alfalfa para los áfidos), refugio contra depredadores, individuos de la misma especie con quien interactuar y características abióticas propicias para la vida, como la temperatura, se distribuían completamente en el paisaje, lo que habría permitido que los coccinélidos y áfidos tuvieran acceso a estos recursos de manera igualitaria. Pero, luego de la fragmentación, estos recursos pasaron a distribuirse de manera heterogénea, concentrándose en los fragmentos remanentes, con la consecuente redistribución de los insectos. En contraposición a los fragmentos, la matriz de suelo desnudo constituyó un hábitat inhóspito para estos individuos, no sólo por la falta de alimento sino también por las altas temperaturas alcanzadas allí. De hecho, las temperaturas máximas en la matriz fueron, en promedio, casi 10° C superiores a la de los fragmentos, superando los 40° C (A.A. Grez, comunicación personal¹). Esta distribución desigual en fragmentos y matriz ocurrió durante todo el experimento, incluso a lo largo del tiempo estas diferencias se fueron haciendo cada vez más marcadas.

Por lo menos dos mecanismos pueden explicar la concentración de insectos en los fragmentos: mortalidad y dispersión. Experimentos llevados a cabo en diciembre del 2002 y en abril del 2003 en los que adultos de *E. connexa* se dejaron durante 3 días en inclusiones en los fragmentos y la matriz, mostraron una mortalidad significativamente mayor en este último hábitat (99% vs 25% en diciembre y 85,3% y 18,5% en abril, en matriz y fragmentos, respectivamente, A.A. Grez, comunicación personal¹). Por otra parte, las condiciones desfavorables en la matriz habrían hecho que los individuos que quedaron en ella inmediatamente luego de la fragmentación o que llegaron a ella posteriormente hayan inmigrado hacia el hábitat remanente, ya sea dentro del mismo paisaje u otro, concentrándose allí. Experimentos de marcaje-recaptura de adultos de *E. connexa*, en los que se liberaron individuos en la matriz y en los fragmentos remanentes mostraron que éstos abandonaban rápidamente la matriz, ya sea caminando o volando, aunque algunos pocos permanecían en ella en pequeños vestigios de vegetación. Además, una alta proporción de individuos migraba hacia la alfalfa en cambio muy pocos salían desde los

fragmentos (Ríos, 2004; A.A. Grez, comunicación personal¹). Si bien no se cuenta con datos empíricos de mortalidad o de movimiento de áfidos en nuestro sistema experimental, es muy probable que luego de la fragmentación ellos migraran desde la matriz hacia la vegetación remanente o murieran durante el proceso y que en los siguientes eventos de inmigración hayan colonizado los fragmentos. En el mismo campo experimental otros insectos también se concentraron en los fragmentos remanentes. Tal es el caso de los coleópteros de las familias Carabidae y Lathridiidae, cuyas mayores abundancias en los fragmentos de alfalfa se corresponden con la presencia mayoritaria allí de sus recursos alimenticios (Reyes 2003; Grez *et al.*, 2004).

El posible efecto de empaquetamiento, esto es, el incremento desproporcionado inmediatamente luego de la fragmentación de las abundancias de coccinélidos y áfidos en los paisajes fragmentados en relación al control, fue descartado en este estudio. Si bien todas las especies de coccinélidos y los áfidos incrementaron sus abundancias en la semana 1, este incremento fue similar en los paisajes fragmentados y en el control, lo cual sugiere que las mayores abundancias se debieron simplemente a la fenología de los insectos, que se encontraban en la etapa de colonización del sistema en el momento de la perturbación, y no al ingreso desproporcionado de individuos desde la matriz de los paisajes fragmentados hacia los fragmentos. Es posible que muchos de los insectos que estaban en la alfalfa antes de que fuera convertida en suelo desnudo, murieran o bien se dispersaran a gran distancia durante el proceso de fragmentación y pérdida de hábitat.

A corto plazo, los estados adultos y larvario de *E. connexa* y el estado adulto de *H. convergens* fueron más abundantes en el paisaje control respecto a los fragmentados, lo que sugiere que la pérdida de hábitat tendría un efecto negativo sobre las abundancias poblacionales de estos coccinélidos. Al considerar sólo los paisajes fragmentados, la fragmentación *per se* tuvo un efecto positivo solamente sobre la abundancia poblacional de adultos de *H. variegata* e *H. convergens*, las que fueron más abundantes en los paisajes con 16 fragmentos. Esto coincide con otros estudios en que la fragmentación incrementa las abundancias poblacionales (Collins y Barrett, 1997; Wolf *et al.*, 1997; Collinge y Forman, 1998; Caley *et al.*, 2001; Bancroft y Turchin, 2003), sin embargo no coincide con la teoría que predice que la fragmentación tiene un efecto negativo sobre la abundancia

poblacional (Fahrig, 1998; Burkey, 1999; With y King, 1999; Hill y Caswell, 1999; Urban y Keitt, 2001). Posiblemente luego de la fragmentación, los individuos que inmigran a los paisajes y se posan en el suelo desnudo se mueven de manera aleatoria hasta que encuentran un hábitat (Fahrig y Paloheimo, 1987; Gillespie, 1987). Tales individuos tienen más posibilidades de interceptar un fragmento cuando el paisaje contiene más borde, es decir en paisajes más fragmentados. Así los paisajes que contienen 16 fragmentos pequeños tienen más posibilidades de ser colonizados que los paisajes con 4 fragmentos grandes pero con menos borde. De esta manera, los efectos positivos de la fragmentación *per se* sobre las abundancias de coccinélidos se deberían a un incremento en la probabilidad de inmigración a paisajes más fragmentados. Otro mecanismo que se ha postulado para explicar las mayores abundancias en paisajes más fragmentados es el que ocurre cuando los fragmentos quedan rodeados por una matriz rica en ciertos recursos, como por ejemplo alimento, pero que no ofrece otros recursos tales como sitios para reproducirse o refugios. En este caso, las mayores abundancias poblacionales se encontrarían en aquellos parches más relacionados con la matriz, es decir los parches más pequeños. Un ejemplo de este fenómeno ocurre con aves marinas, las que van a alimentarse al mar pero nidifican en roqueríos, alcanzando mayores abundancias en aquellos más pequeños con mayor superficie de contacto con el mar (Estades, 2001). Sin embargo, en nuestro estudio la matriz no contenía recursos para coccinélidos por lo que este mecanismo es descartado. Por otra parte, la mayor abundancia de coccinélidos en paisajes más fragmentados podría deberse a una mayor concentración de sus presas, los áfidos, en estos paisajes. Sin embargo, los áfidos siempre tuvieron abundancias similares en todos los paisajes, por lo que factores tales como la configuración espacial del paisaje más que la abundancia de áfidos, podrían determinar las abundancias de coccinélidos. Esto ocurre con otras especies de coccinélidos asociados a cultivos de alfalfa en Norteamérica, las que mostraron una relación muy baja con la abundancia de los áfidos y mayor con la estructura de la alfalfa (Elliott *et al.*, 2002). Finalmente, otros mecanismos que pueden producir una relación positiva entre fragmentación y densidad poblacional son la liberación de competidores o depredadores en el paisaje y la mayor reproducción o menor mortalidad en los bordes (Fahrig 2003). Sin embargo si estos mecanismos hubiesen operado en nuestro sistema el

efecto positivo de la fragmentación persistiría en el tiempo, lo cual no ocurre como se discutirá más adelante.

La abundancia de *H. variegata* e *H. convergens* no sólo dependió del nivel de fragmentación sino además de la distancia entre fragmentos en el paisaje, lo cual se refleja en una interacción significativa de la fragmentación y distancia (véase Tabla 4). Así, el efecto de la fragmentación a corto plazo fue significativo sólo cuando la distancia entre fragmentos era de 2 m. Esto podría deberse a la conducta de dispersión de los coccinélidos una vez que deciden abandonar un fragmento. Si bien ellos tienen una alta probabilidad de emigrar desde un fragmento con mayor relación perímetro-área (Grez y Prado, 2000), independientemente de su distancia al fragmento vecino, en aquellos paisajes con fragmentos más cercanos la posibilidad de encontrar nuevos fragmentos dentro del paisaje es también más alta que cuando estos fragmentos se encuentran más distantes. Experimentos de marcaje-recaptura, así como la observación de coccinélidos en movimiento, han demostrado que ellos se dispersan más entre fragmentos cuando éstos están separados por 2 m que por 6 m y que luego de recorrer 2 m el 20% de los individuos son capaces de seguir caminando y encontrar un fragmento, en cambio antes de alcanzar los 6 m el 100% de ellos vuela, con la gran mayoría abandonando el paisaje (Ríos 2004; A.A. Grez, comunicación personal¹). Por lo anterior, en paisajes con fragmentos más cercanos el efecto positivo de la fragmentación *per se* en la inmigración a los fragmentos no sería contrarrestado por el efecto positivo de ella en la emigración, al quedarse los insectos en el mismo paisaje.

Contrario a *Hippodamia variegata* e *H. convergens*, *E. connexa* e *H. sphaeridioides* no fueron afectadas positivamente por la fragmentación ni por el aislamiento en el corto plazo. Si, como se propuso anteriormente, la inmigración es la causa más probable del aumento de la abundancia de las dos primeras especies de coccinélidos en ambientes más fragmentados, entonces el periodo en que ocurre la fragmentación en relación al periodo de inmigración de cada especie posiblemente determinará si existe o no un efecto. Basado en las dinámicas temporales de *H. variegata*, *H. convergens* y *E. connexa* reportadas acá y en estudios anteriores (Grez, 1997; Maureira 2003), la remoción de la alfalfa en nuestro experimento fue previa al pico de inmigración de *H. variegata* e *H. convergens* y posterior

al de *E. connexa*, lo que explicaría la ausencia de efectos sobre esta última especie. Para *H. sphaeridioides* no podemos sugerir el mismo mecanismo ya que no existen referencias sobre su dinámica temporal.

A largo plazo, las abundancias de los adultos de las cuatro especies estudiadas no difirieron entre paisajes ni tampoco fueron afectados por el nivel de fragmentación o de aislamiento, indicando que los efectos de la fragmentación, cuando existen, son transientes, desapareciendo con el tiempo. Sin embargo, las larvas de *H. variegata* e *H. convergens* fueron más abundantes en los paisajes más fragmentados y con mayor distancia entre los fragmentos (16fr – 6m). Las larvas de coccinélidos se desplazan solamente caminando, por lo que no pueden moverse a gran distancia. Por ello, su presencia en un paisaje depende de las consideraciones que la hembra adulta hace al seleccionar el lugar de oviposición. Ellas habrían tenido más posibilidades de ingresar a paisajes con más borde en contacto con sus fragmentos, situación que ocurre en los paisajes con 16 fragmentos. Sin embargo, las hembras evitan oviponer en lugares en que hubo o hay conoespecíficos. Por ejemplo hembras de *Adalia bipunctata* y *Coccinella septempunctata* evitan oviponer en placas petri que anteriormente contenían larvas de la misma especie (Doubria *et al.*, 1998). Debido a que en el corto plazo los adultos de *H. variegata* e *H. convergens* fueron más abundantes en los paisajes 16fr – 2m, la probabilidad de encontrar una larva de la misma especie en este paisaje era muy alta, lo que habría llevado a las hembras fecundadas a evitar este paisaje y preferir el 16fr-6m. Adicionalmente, las larvas, debido a su baja vagilidad, no habrían podido abandonar los fragmentos ni menos aún este tipo de paisaje, quedando concentradas allí. Sin embargo para corroborar estos supuestos hubiese sido necesario contabilizar el número de huevos ovipuestos por las hembras en los paisajes. Por lo tanto lo anterior queda como una hipótesis a comprobar.

En resumen, contrario a lo esperado, la fragmentación del hábitat *per se* tiene un efecto positivo, aunque transiente, sobre la abundancia de dos de las cuatro especies de coccinélidos más comunes en alfalfa, siendo este efecto dependiente de la distancia entre los fragmentos. Estos resultados pueden ser relevantes en el diseño de agroecosistemas por cuanto incrementos, aún en cortos periodos de tiempo, de la abundancia de enemigos naturales pueden evitar o controlar brotes poblacionales de especies de insectos plagas (Kareiva, 1987; Roland, 1993; Roland & Taylor, 1997; With *et al.*, 2002).

CONCLUSIONES

1. La distribución de coccinélidos y áfidos fue afectada por la fragmentación del hábitat.
2. No hubo efecto empaquetamiento inmediatamente luego de la fragmentación.
3. La abundancia de áfidos no fue afectada por el nivel de fragmentación o de aislamiento.
4. Contrario a lo esperado, la fragmentación del hábitat *per se* tuvo un efecto positivo, aunque transiente, sobre la abundancia de dos de las cuatro especies de coccinélidos más comunes en alfalfa, siendo este efecto dependiente de la distancia entre los fragmentos.

BIBLIOGRAFÍA

AGUILERA, A.; VASQUEZ, H.; HICHINS, N. 1981. Distribución geográfica de *Hippodamia convergens* Guérin en Chile (Coleoptera: Coccinellidae). *Simiente* 51: 137 – 141.

AIZEN, M. A.; FEINSINGER, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine “Chaco Serrano”. *Ecological applications* 4: 378-392.

ANDRÉN, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *OIKOS* 71:355-366.

ARTIGAS, J.N. 1994. Entomología económica: insectos de interés agrícola, forestal, médico y veterinario vol.1. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 1126 pp.

BANCROFT J. S.; TURCHIN, P. 2003. An experimental test of fragmentation and loss of habitat with *Oryzaephilus surinamensis*. *Ecology* 84: 1756-1767.

BRASCHLER, B.; LAMPEL, G.; BAUR, B. 2003. Experimental small-scale grassland fragmentation alters aphid population dynamics. *OIKOS* 100: 581 – 591.

BURKEY, T.V. 1999. Extinction in fragmented habitats predicted from stochastic birth-death processes with density dependence. *Journal of Theoretical Biology* 199:395-406.

CALEY, M. J.; BUCKLEY, K. A.; JONES, G. P. 2001. Separating ecological effects of habitat fragmentation, degradation, and loss on coral commensals. *Ecology* 82: 3435-3448.

COLLINGE, S. K. 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36: 59-77.

COLLINGE, S. K.; FORMAN, R. T. 1998. A conceptual model of land conversion processes: predictions and evidence from a microlandscape experiment with grassland insects. *OIKOS* 82: 66-84.

COLLINGE, S. K.; PALMER, T. M. 2002. The influence of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecology* 17: 647-656.

COLLINS, R.J.; BARRETT, G.W. 1997. Effects of habitat fragmentation on meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) population dynamics in experiment landscape patches. *Landscape Ecology* 12: 63-76.

DAVIES, K.E.; GASCON, C.; MARGULES, C.R. 2001. Habitat fragmentation. **In:** Soulé M.E. y Orians G.H. (eds.), *Conservation Biology: research priorities for the next decade*. Island Press, Washington: 81-97.

DEBINSKY, D. M.; HOLT, R. D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14: 342-355.

DIAMOND, J. 1986. Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. **In:** Diamond J. y Case T.J. (eds.), *Community Ecology*. Harper & Row Publ., New York, New York, pp. 3-22.

DIDHAM, R. K. 1997. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. **In:** Watt A. D., Stork, N. E. y Hunter, M. D. (eds.). Forest and Insects. Chapman y Hall, Londres, pp. 303 – 320.

DOUMBIA, M.; HEMPTINNE, J. L.; DIXON, A. F. G. 1998. Assessment of patch quality by ladybirds: role of larval tracks. *Oecologia* 113: 197 – 202.

ELLIOTT, N.C.; MICHELS, G.J., JR. 1997. Estimating aphidophagous coccinellid populations in alfalfa. *Biological Control* 8: 43-51.

ELLIOTT, N. C.; KIECKHEFER, R. W.; MICHELS, G. J.; GILES, K. L. 2002. Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within-field vegetation, and landscape matrix. *Environmental Entomology* 31: 253 – 260.

ESTADES, C. 2001. The effect of breeding-habitat patch size on bird population density. *Landscape Ecology* 16: 161 – 173.

ETCHÉGARAY, J.; BARRIOS, S. 1979. Ciclo de vida de *Eriopis connexa* (Germar, 1824) (Coleoptera: Coccinellidae). *Anales del Museo de Historia Natural* 12:185 – 190.

FAHRIG, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* 61: 603-610.

FAHRIG, L. 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival?. *Ecological Modelling* 105: 273-292.

FAHRIG, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100: 65-74.

FAHRIG L.; PALOHEIMO J.E. 1987. Interpatch dispersal of the cabbage butterfly. *Canadian Journal of Zoology* 65: 616-622.

FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.

FAHRIG, L.; GREZ, A.A. 1996. Population spatial structure, human-caused landscape changes and species survival. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 5-13.

FAHRIG, L.; PALOHEIMO, J. E. 1988. Determinants of local population size in patchy habitats. *Theoretical Population Biology* 34: 194-213.

FAHRIG, L.; MERRIAM, G. 1985. Habitat path connectivity and population survival. *Ecology* 66: 1762-1768.

FAHRIG L.; MERRIAM, G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8: 50-59.

FALCY, M. 2004. Los efectos de la conectividad y tamaño de parches en la persistencia de poblaciones en paisajes fragmentados. Memoria de Título, Magister en Ciencias Forestales. Santiago, Chile. U. Chile, Fac. Cs. Forestales. 106 p.

GILBERT, F.; GONZALEZ, A.; EVANS-FREKE, I. 1998. Corridors maintain species richness in the fragmented landscapes of microecosystem. *Proceedings of The Royal Society of London, B* 265: 577-582.

GILLESPIE, R.G. 1987. The mechanism of habitat selection in the long-jawed orb-weaving spider *Tetragnatha elongata* (Araneae, Tetragnathidae). *Journal of Arachnology* 15: 81-90.

GREZ, A.A. 1997. Effect of habitat subdivision on the population dynamics of herbivorous and predatory insects in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 481-490.

GREZ, A.A.; PRADO, E. 2000. Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory Coccinellids and their prey *Brebicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology* 29: 1244-1250.

GREZ, A.A.; MORENO, P.; ELGUETA, M. 2003. Coleópteros (Insecta: Coleoptera) epigeos asociados al bosque Maulino y plantaciones de pino alledañas. *Revista Chilena de Entomología* 29: 9 – 18.

GREZ, A.A., ZAVIEZO, T.; REYES, S. 2004. Short-term effects of habitat loss and fragmentation on the abundance and species richness of beetles in experimental alfalfa fields. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 547-558.

HARRISON, S.; FAHRIG, L. 1995. Landscape pattern and population conservation. **In:** Hansson, L., Fahrig, L. y Merriam, G. (eds.). *Mosaic Landscape and Ecological Processes*. Chapman & Hall. Londres, pp. 293 – 306.

HILL M.F.; CASWELL, H. 1999. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes. *Ecology Letters* 2: 121-127.

HOLT, R.D.; DEBINSKI, D.M. 2003. Reflections on landscape experiments and ecological theory: tools for the study of habitat fragmentation. **In:** Bradshaw, G.A.; Marquet, P.A. (eds.). *How Landscapes Change*. Springer–Verlag Berlin, Heidelberg, Alemania. pp 201 – 223.

HUNTER, M. D. 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 159- 166.

HURLBERT, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187 – 211.

JONSEN, I. D; BOURCHIER, R. S.; ROLAND, J. 2001. The influence of matrix habitat on *Aphthona* flea beetle immigration to leafy spurge patches. *Oecologia* 127: 287-294.

KAREIVA, P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature* 326: 388-390.

KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T. 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122: 129-137.

MATTER, S.F., 1997. Population density and area: the role of within and between patch processes. *Oecologia* 110: 533-538.

MAUREIRA, L. 2003. Efecto de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento de alfalfa sobre la abundancia y dispersión de *Eriopsis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae). Memoria de título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile, Fac. Cs. Veterinarias y Pecuarias, 71 p.

MCGARIGAL, K.; CUSHMAN, S. A. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12: 335-345.

MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58 – 62.

RIOS, M. 2004. Efecto de la fragmentación y aislamiento diferencial de la vegetación sobre la dispersión de *Eriopis connexa* (Germar 1824) (Coleoptera: Coccinellidae) asociados a alfalfa. Memoria de título Medico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile, Fac. Cs. Veterinarias y Pecuarias, 45 p.

REYES, S. 2003. Efecto de la fragmentación y aislamiento diferencial de la vegetación sobre la abundancia, riqueza y diversidad de coleópteros epigeos asociados a alfalfa (*Medicago sativa* L.). Memoria de título Medico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile, Fac. Cs. Veterinarias y Pecuarias Medicina Veterinaria. 60 p.

ROLAND, J. 1993. Large-scale forest fragmentation increases the duration of forest tent caterpillar outbreak. *Oecologia* 93: 25-30.

ROLAND, J.; TAYLOR, P.D. 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* 386: 710-713.

STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM (SAS) Copyright (c) 1989-1996 by SAS Institute Inc., Cary, NC, USA. (r) Proprietary Software Release 6.12 TS020. Licensed to Universidad de Chile, Site 0039781028.

URBAN, D.; KEITT, T. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* 82:1205-1218.

VENIER, L. A.; FAHRIG, L. 1996. Habitat availability causes the species abundance-distribution relationship. *OIKOS* 76:564-570.

WITH, K.; CADARET, S. J.; DAVIS, C. 1999. Movement responses to patch structure in experimental fractal landscape. *Ecology* 80: 1340-1353.

WITH, K. A.; KING, A. W. 1999. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology* 13: 314-326.

WITH, K. A.; PAVUK, D. M.; WORCHUCK, J. L.; OATES, R. K.; FISHER, J. L. 2002. Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications* 12: 52-65.

WOLF, J. O.; SCHAUER, E. M.; EDGE, W. D. 1997. Effects of habitat loss and fragmentation on the behaviour and demography of gray-tailed voles. *Conservation Biology* 11: 945-956.

ZUÑIGA, E.; VAN DEN BOSCH, R.; DREA, J.; GRUBER, F. 1986. Control biológico de los áfidos (Hom.: Aphididae) de los cereales en Chile. II. Obtención, introducción y cuarentena de depredadores y parasitoides. *Agricultura Técnica* 4: 479 – 487.